

Évolution des recherches sur le muscle des bovins et la qualité sensorielle de leur viande

II. Influence des facteurs d'élevage sur les caractéristiques musculaires

Jean-François Hocquette
Isabelle Cassar-Malek
Anne Listrat
Catherine Jurie
Roland Jailler
Brigitte Picard

Institut national de la recherche agronomique (Inra),
Centre de Clermont-Fd/Theix,
Unité de recherches sur les herbivores (URH),
Équipe croissance et métabolisme du muscle (C2M),
Theix, 63122 Saint-Genès-Champanelle,
France
<hocquet@clermont.inra.fr>
<cassar@clermont.inra.fr>
<listrat@clermont.inra.fr>
<jurie@clermont.inra.fr>
<jailler@clermont.inra.fr>
<picard@clermont.inra.fr>

Résumé

L'éleveur dispose d'un ensemble de leviers d'action pour modifier les caractéristiques des muscles des bovins déterminantes pour la tendreté et la flaveur de leur viande qui ont été décrites dans un premier article¹. Parmi ceux-ci figurent le choix du type génétique des animaux en fonction du type de production souhaité (veaux, génisses, bœufs, taurillons, etc.) et le choix du rythme de croissance et des apports nutritionnels (intensité et nature de ces apports). Les quelques exemples qui suivent soulignent l'importance de l'effet des facteurs de production sur les caractéristiques du muscle du bovin. Ainsi, le niveau et la nature de l'alimentation modifient l'expression de certains gènes du métabolisme énergétique dans les tissus, mais ces phénomènes sont très différents entre les veaux préruminants et les bovins sevrés. Chez le veau de boucherie, certaines sources de matières grasses alimentaires ou un excès d'apport de glucides peuvent entraîner une infiltration lipidique du foie ou une résistance à l'insuline des tissus périphériques, respectivement. Chez le taurillon ou le bouvillon, l'augmentation de l'âge des animaux au-delà de la puberté et la restriction alimentaire augmentent l'activité oxydative ou diminuent l'activité glycolytique des tissus musculaires. La croissance compensatrice (consécutive à une période de réalimentation après une période de restriction) semble globalement plutôt favorable à la qualité de la viande. La conduite au pâturage renforce le métabolisme oxydatif des muscles et la flaveur de la viande. L'hypertrophie musculaire s'accompagne de teneurs en collagène total ou insoluble plus faibles dans le muscle et d'une proportion plus élevée de fibres rapides glycolytiques, facteurs favorables pour la tendreté, mais défavorables pour la flaveur. Toutefois, les modifications des caractéristiques musculaires sont souvent spécifiques de chaque type de muscle. L'objectif des recherches est maintenant d'intégrer l'ensemble de ces données dans une démarche de modélisation, afin de développer des outils d'aide à la décision pour mieux prédire la composition du muscle à l'abattage et la qualité finale de la viande bovine qui en résulte.

Mots clés : Productions animales ; Méthodes et outils.

Abstract

Recent advances in research on bovine muscle and meat sensory quality. II. Influence of rearing factors on muscle characteristics

Genetic and rearing factors, including "natural" feeding of cattle on pasture, may change muscle characteristics, and hence meat sensory quality traits of beef. This review reports how muscle characteristics important for meat quality (which were described in a first paper) are regulated by some rearing factors after birth and after weaning until slaughtering of the animals. After birth, the regulation of gene expression and energy metabolism by nutrients has been evidenced in ruminants as in monogastrics. For

Tirés à part : J.-F. Hocquette

¹ Voir le précédent numéro de *Cahiers Agricultures*.

instance, overfeeding of veal calves induces dysregulation of glucose metabolism, which may be considered as a waste of energy. Furthermore, changes in energy-yielding substrates which occur at weaning induce a regulation of key proteins or enzymes involved in nutrient uptake (namely glucose transporter and lipoprotein lipase gene expression). Plasticity of muscle characteristics, and hence variability in beef quality, have also been demonstrated in growing cattle to depend on rearing factors such as animal age, sex and genetic type, compensatory growth and grass-feeding on pasture. For instance, beef from young bulls is not tasty enough due to low intramuscular fat content compared to heifers, steers or cows. From birth to puberty, the proportion of fast glycolytic muscle fibres increases at the expense of oxidative muscle fibres. On the opposite, feed restriction induces a reduction in the proportion of fast glycolytic muscle fibres, thereby increasing oxidative muscle metabolism. It is associated with a reduction in plasma levels of circulating thyroid hormones. Grass feeding on pasture also increases oxidative muscle metabolism compared to indoor maize-silage feeding. This is probably due to higher plasma levels of circulating lipids with grass feeding and maybe to the physical activity of cattle in the fields. These examples underline the relationships between the hormonal and nutritional status of the animals. Muscle hypertrophy of genetic origin is generally associated with a lower intramuscular collagen content and a higher proportion of fast glycolytic fibres, thereby reducing muscle oxidative metabolism and also intramuscular fat contents. These modifications are favourable for tenderness but detrimental to flavour. All these observations indicate that beef producers can modulate muscle characteristics (and hence beef sensory quality) by modifying growth path, nutritional factors and/or genetic factors of the animals. The challenge is now to develop a modelling approach to better predict muscle composition (and hence beef quality) from a combination of all this biological information in a practical way informative for the consumers and useful to the beef industry.

Key words: Livestock farming; Tools and methods.

Pour les éleveurs, les animaux sont la source d'une activité économique et sociale dont ils dégagent un revenu. L'alimentation représentant plus de 50 % des coûts en production animale, les recherches en nutrition animale se sont fortement développées à l'Institut national de la recherche agronomique (Inra) à partir des années 1950-1960. Les travaux sur les rendements d'utilisation digestive et/ou métabolique de l'énergie et de l'azote, l'efficacité alimentaire et la composition du croît ont permis d'élaborer des tables d'apports alimentaires recommandés pour les bovins en croissance et à l'engrais (tables Inra de 1978 et 1988 [1, 2]) améliorant ainsi l'efficacité de production et valorisant les progrès génétiques qui ont été développés simultanément. Progressivement, l'agriculture, et en particulier l'élevage, est de plus en plus confrontée à la concurrence internationale et à la saturation des marchés. Ils doivent également prendre en compte les nouvelles attentes des différents acteurs de la filière (transformateurs, distributeurs et consommateurs finaux). Ces nouvelles demandes concernent non seulement la qualité des produits dans toutes ses dimensions (sensorielle, nutrition-

nelle, technologique, etc.), mais aussi la qualité de l'environnement et des territoires, le bien-être animal [3]. Cela est particulièrement vrai pour les éleveurs spécialisés dans la production de viande dont l'activité est souvent pratiquée en zone de montagne (1/3 de ces élevages spécialisés sont localisés dans le Massif central). C'est également vrai pour les pays en développement, où l'élevage occupe souvent une place importante et où la production et la consommation de viande sont supposées augmenter dans les prochaines années [3].

Progressivement, les recherches sur les animaux producteurs de viande ont donc pris en compte ces nouvelles préoccupations. En ce qui concerne les études sur la nutrition et la biologie des herbivores, les objectifs des programmes de recherche portent aujourd'hui sur la maîtrise de la qualité nutritionnelle de la viande [4] et des caractéristiques musculaires précédemment décrites [5] qui déterminent les qualités organoleptiques des viandes bovines [4]. Les recherches portent également sur le tractus digestif, le foie et les tissus adipeux, qui, par l'importance ou la spécificité de leurs activités métaboliques modifient la quantité et la nature des

nutriments mis à la disposition du muscle, affectant ainsi sa croissance et ses caractéristiques biochimiques (fibres, collagène, lipides) [4] ou métaboliques (accrétion protéique, teneurs en glycogène et en lipides) [5]. À cet égard, d'importantes différences sont observées entre (i) le jeune veau nourri au lait et élevé en veau de boucherie pour la production d'une viande blanche et maigre, et (ii) les différents types de gros bovins (taurillon, bœuf, génisse, vache) producteurs de viande rouge. Par ailleurs, les caractéristiques du muscle déterminantes pour la qualité de la viande (décrites dans un premier article) [5] sont dépendantes du type génétique et du rythme de croissance des animaux.

L'objectif de cet article est limité à la description des principaux facteurs d'élevage impliqués dans la régulation biologique de la croissance, du métabolisme et des qualités sensorielles des viandes chez le veau préruminant, puis chez les gros bovins. Ces nouvelles connaissances biologiques sont susceptibles de compléter des approches plus globales de zootechnie pour optimiser certaines pratiques d'élevage. Elles offrent également des critères objectifs susceptibles d'être intro-

duits dans des démarches de qualification des viandes comme évoqué précédemment [5].

Régulation nutritionnelle du métabolisme chez le veau de boucherie

Malgré une baisse de l'ordre de 16 % depuis 12 ans, la France demeure le plus grand producteur de veau de boucherie en Europe. C'est pourquoi la nutrition du veau de boucherie est toujours l'objet de nombreuses recherches concernant notamment la composition et l'utilisation métabolique des laits de remplacement. Après l'élaboration des tables d'apports alimentaires (tables Inra 1978, 1988), il est apparu nécessaire de développer des recherches plus analytiques sur le devenir des nutriments pour encore améliorer les modes de production [6].

La coagulation des caséines du lait dans la caillotte entraîne, chez le veau, la rétention pendant plusieurs heures des protéines et des lipides alimentaires retardant ainsi l'absorption des acides aminés et des acides gras. Le statut endocrinien postprandial s'en trouve modifié. Ainsi, l'évolution du taux plasmatique d'insuline, hormone qui contrôle les métabolismes énergétique et protéique de l'animal, diffère en fonction du caractère coagulable ou non coagulable de l'aliment. L'anabolisme protéique peut en être affecté mais ces aspects n'ont pas encore été étudiés de façon précise chez le jeune veau. Toutefois, nous avons récemment montré qu'une absorption rapide des lipides due au caractère non coagulant de l'aliment augmente légèrement l'activité mitochondriale du muscle *Semitendinosus* [7].

Les laits de remplacement pour veaux de boucherie sont riches en lipides puisque ceux-ci apportent 30 à 45 % des apports énergétiques totaux de la ration. Les matières grasses d'origine animale (suif) présentent le double désavantage du risque théorique de transmission de l'encéphalopathie spongiforme bovine et de la fourniture d'acides gras saturés aux propriétés athérogènes pour l'homme. C'est pourquoi, l'apport de matières grasses d'origine végétale est recherché.

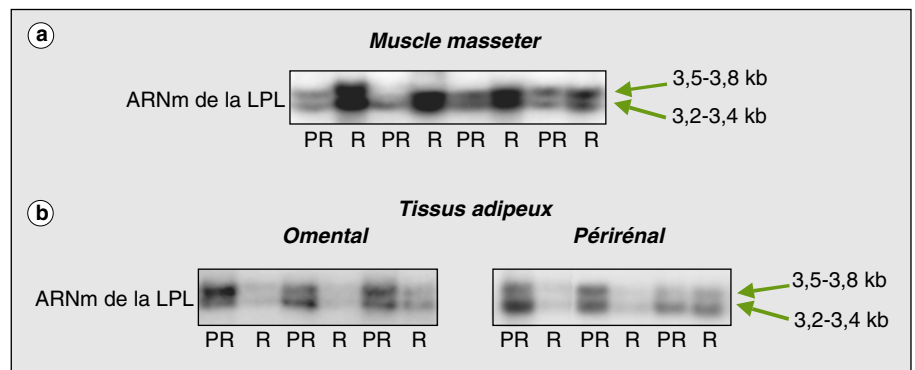


Figure 1. Expression du gène de la lipoprotéine lipase (enzyme impliquée dans l'hydrolyse et le captage des triglycérides circulants) dans le muscle *Masseter* de la joue et dans deux tissus adipeux (omental, périrénal) de veaux préruminants (PR) et de veaux ruminants (R) abattus au même âge et au même poids vif vide (adapté de [9]).

Figure 1. Gene expression of lipoprotein lipase (the enzyme which controls hydrolysis and tissue uptake of circulating triglycerides) in the cheek *Masseter* muscle and in two adipose tissues (omental, perirenal) from preruminant calves (PR) and ruminant calves (R) slaughtered at the same age and the same empty body weight (adapted from [9]).

Néanmoins, des laits de remplacement riches en acides gras polyinsaturés (huile de soja) ou en acides gras à chaîne moyenne (huile de coprah) sont favorables à une infiltration lipidique du foie, réduisant d'autant les apports énergétiques aux muscles [6].

Les laits de remplacement pour veaux de boucherie apportent également beaucoup de glucides. Il se développe souvent une résistance à l'insuline du métabolisme glucidique des tissus sensibles à l'insuline tels que les muscles chez le veau préruminant âgé. Cette réduction de l'aptitude des tissus musculaires à utiliser le glucose comme source énergétique conduit à un gaspillage énergétique et peut s'accompagner de pertes de glucose dans les urines. Elle s'observe surtout à l'état postprandial et serait due à des apports excessifs de lactose dans l'alimentation du veau de boucherie âgé [8]. Un autre sujet ayant fait l'objet de nombreuses études est la régulation du potentiel de captage par les tissus du glucose et des lipides (les principaux apports énergétiques chez le veau). Ce potentiel a été estimé à travers l'expression des transporteurs du glucose GLUT4 et de l'activité lipoprotéine lipase (LPL) respectivement. En effet, chez le bovin, le sevrage ne s'accompagne pas de changements dans l'expression des transporteurs du glucose GLUT4 dans les muscles, sauf dans le *Masseter* où la teneur en GLUT4 et l'activité LPL (*figure 1*) augmentent. Il induit même une diminution de la teneur en GLUT4 et surtout de l'activité LPL dans les tissus adipeux (*figure 1*) [9]. Au contraire, chez le porcelet comme chez le rat, l'expression de GLUT4 est accrue au

sevrage dans les muscles et dans le tissu adipeux. Les modifications métaboliques spécifiques du muscle *Masseter* chez le bovin sont dues à l'activité contractile élevée de ce muscle après le passage d'une alimentation lactée (sans mastication) à une alimentation à base de fourrages (avec une mastication importante durant la rumination). Le muscle *Masseter* devient en effet complètement lent oxydatif au moment du sevrage [10]. Cet exemple souligne le rôle de l'activité contractile sur les caractéristiques musculaires.

En conclusion, le métabolisme des nutriments chez le veau de boucherie peut avoir des répercussions aussi bien sur les performances de croissance, l'état de santé de l'animal que la qualité du muscle [6]. De plus, les particularités digestives et métaboliques des bovins induisent des régulations spécifiques du métabolisme au sevrage.

Plasticité musculaire et régulation du métabolisme chez le bovin en croissance

Une part importante de la viande bovine produite en France provient de vaches de réforme (50 %) d'une part, et de taurrillons abattus à l'âge de 15-19 mois en

moyenne (environ 27 %) d'autre part. Les taurillons reçoivent généralement une alimentation à base d'ensilage de maïs. Les bœufs (castrés en moyenne à l'âge de 9 mois) et les génisses contribuent respectivement à hauteur de 9 et 14 % de la production totale de viande rouge. La France est donc caractérisée par la diversité de ses systèmes de production. De plus, en France, la production de viande rouge à partir de races bovines pures et tardives ou sélectionnées pour leur croissance musculaire est importante. En cela, la France se distingue des pays anglo-saxons pour lesquels la production de viande bovine à partir de mâles castrés vers 2 mois, et issus de nombreux croisements entre races, est prépondérante. Ainsi, les différents facteurs de production qui affectent la qualité de la viande bovine produite sont nombreux, à savoir le type génétique des animaux, leur sexe, leur âge, le mode de conduite (en particulier le type de régime) et le niveau alimentaire. Nous aborderons ces questions de recherche à travers l'étude de la biologie du muscle, et notamment en présentant des résultats récents concernant la régulation des caractéristiques musculaires qui déterminent la qualité sensorielle de la viande bovine [5].

Effet du type génétique

Les bovins de type « culard » constituent un bon modèle pour étudier l'influence du type génétique. Ils sont en effet caractérisés par une hypertrophie musculaire (environ 20 %) plus ou moins marquée

selon les muscles et par moins de dépôts adipeux dans la carcasse (- 50 %). Le phénotype « culard » est dû à une mutation du gène de la myostatine (ou GDF8), facteur de croissance de la famille des TGFβ. Plusieurs mutations ou délétions ont été mises en évidence dans différentes races bovines présentant un phénotype « culard » [11]. Leurs muscles contiennent deux fois plus de fibres que les bovins de type normal [12]. Leur viande est plus tendre en raison d'une faible teneur en collagène dans les muscles, mais elle a aussi moins de goût du fait d'une faible teneur en lipides intramusculaires. Leurs muscles sont plus glycolytiques et répondent mieux à l'insuline. Les bovins « culards » sont également caractérisés par des teneurs plasmatiques plus faibles en triiodothyronine, insuline et glucose soulignant ainsi l'importance de la régulation hormonale et métabolique de la composition de la carcasse et des caractéristiques musculaires [13].

Bien que le caractère « culard » soit souvent jugé comme trop extrême, la sélection génétique des animaux de ferme a été conduite jusqu'à présent en faveur d'un développement musculaire accru. D'une façon générale, ce type de sélection (qui n'est pas dû à un seul gène contrairement au « culard ») induit un métabolisme musculaire plus glycolytique et une augmentation de la sensibilité du muscle à l'insuline [13]. Ainsi, par exemple, une sélection divergente de deux lignées de taurillons charolais sur la base de la vitesse de croissance et de

l'efficacité alimentaire a montré qu'une augmentation de la masse musculaire s'accompagnait d'une augmentation du nombre total de fibres musculaires et de la proportion de fibres rapides glycolytiques (*tableau 1*) [14] comme cela est observé chez les bovins « culards ». De plus, la race Blonde d'Aquitaine (caractérisée par un fort développement de sa masse musculaire malgré l'absence de mutation ou de délétion connues du gène de la myostatine [11]) présente des caractéristiques musculaires similaires à celles des bovins « culards » [15]. Toutefois, contrairement au phénotype « culard », la sélection sur les paramètres de croissance n'affecte pas la teneur en collagène mais augmente sensiblement sa solubilité et diminuerait la teneur des muscles en collagène XIV [16].

En conclusion, l'augmentation de la masse musculaire d'origine monogénique (caractère culard) ou polygénique (sélection génétique de lignées divergentes) s'accompagne toujours d'un renforcement des caractéristiques rapides-glycolytiques des fibres musculaires aux dépens de leurs caractéristiques lentes-oxydatives. Cette tendance a récemment été confirmée par les approches de génomique fonctionnelle [17] précédemment décrites [5] qui permettent l'analyse simultanée d'un très grand nombre de gènes. Ces modifications des caractéristiques des fibres musculaires associées à celles du collagène sont généralement favorables pour la tendreté mais défavorable pour la flaveur (*tableau 1*).

Tableau 1. Modifications des caractéristiques musculaires par les facteurs d'élevage et conséquences attendues sur la qualité sensorielle de la viande.

Table 1. Modifications of muscle characteristics due to rearing factors and expected consequences on meat sensory quality.

	Teneurs en lipides intramusculaires	Fibres			Collagène		Conséquences attendues	
		Taille	Type	Métabolisme	Teneur	Solubilité	Favorable	Défavorable
Âge (après la puberté)	++	++	+ de I	+ oxydatif	=	-	Flaveur	Tendreté
Hypertrophie musculaire	--	++	+ de IIX	+ glycolytique	- ou =	= ou +	Tendreté	Flaveur
Niveau alimentaire	++	+	+ de IIX	+ glycolytique	+	++	Tendreté, Flaveur	
Conduite au pâturage	- ou =	=	- de IIX	+ oxydatif	=	= ou +	Flaveur	

L'augmentation de l'âge des animaux conduit à une diminution de la solubilité du collagène et à des fibres plus oxydatives à contraction lente, deux facteurs défavorables pour la tendreté de la viande.

L'hypertrophie musculaire induit une diminution des teneurs en collagène total ou insoluble et augmente la proportion de fibres glycolytiques à contraction rapide, deux facteurs favorables pour la tendreté de la viande.

L'augmentation des teneurs en lipides intramusculaires (avec l'âge ou le niveau alimentaire), un métabolisme musculaire plus oxydatif (avec l'âge ou la conduite au pâturage), le dépôt d'arômes spécifiques dans les lipides intramusculaires (avec certains pâturages) sont des facteurs favorables à l'amélioration de la flaveur de la viande.

L'augmentation des teneurs en lipides intramusculaires (avec l'âge ou le niveau alimentaire) est globalement favorable à la flaveur et à la jutosité.

Effets du sexe et de l'âge

Il est bien connu que les taurillons présentent des vitesses de croissance et une efficacité alimentaire supérieures à celle des bœufs (mâles castrés). Ils sont également caractérisés par des carcasses plus maigres, mais produisent des viandes avec moins de lipides intramusculaires que les bœufs. Les taurillons sont également plus sensibles à la diminution de la teneur glycogène du muscle au moment de l'abattage, ce qui peut parfois conduire à une viande dure, ferme et sèche (DFD — *dark, firm, and dry*) en raison d'un pH ultime trop élevé. La maîtrise du bien-être animal autour de l'abattage (pas de stress lié au transport, pas de jeûne, etc.) est donc de toute première importance pour ce type d'animal.

Nous avons clairement montré que les caractéristiques musculaires des bovins évoluent en fonction de l'âge (figure 2) mais de façon différente entre mâles et femelles. Chez les taurillons (dont la croissance est élevée entre la naissance et la puberté), nous avons observé un accroissement de la surface moyenne des fibres musculaires, une augmentation de la proportion de fibres rapides glycolytiques (type IIX) et une diminution du métabolisme oxydatif [18]. La quantité totale de collagène, sa solubilité et les teneurs en collagènes de type I et III augmentent également au cours de cette période. Après la puberté, la croissance musculaire est ralentie et les caractéristiques des fibres musculaires évoluent en sens inverse [18]. Cette évolution présente toutefois des différences liées à la précocité des différentes races. Chez les femelles, nous avons observé une évolution similaire mais l'inversion des caractéristiques des fibres musculaires n'apparaît qu'après 30 mois d'âge [19]. D'une façon générale, ces évolutions avec l'âge sont plutôt défavorables pour la tendreté (en raison de fibres plus oxydatives et d'un collagène plus dur), mais l'augmentation concomitante des teneurs en lipides intramusculaires devrait atténuer cet inconvénient et améliorer la saveur (tableau 1).

La filière bovine s'inquiète aujourd'hui des teneurs trop faibles en lipides intramusculaires chez le jeune taurillon, facteur défavorable pour le goût ou la jutosité de la viande. Ce problème est particulièrement sensible pour les taurillons des races les plus tardives ou les plus maigres telles que la race Blanc Bleu Belge. Les faibles teneurs en lipides intra-

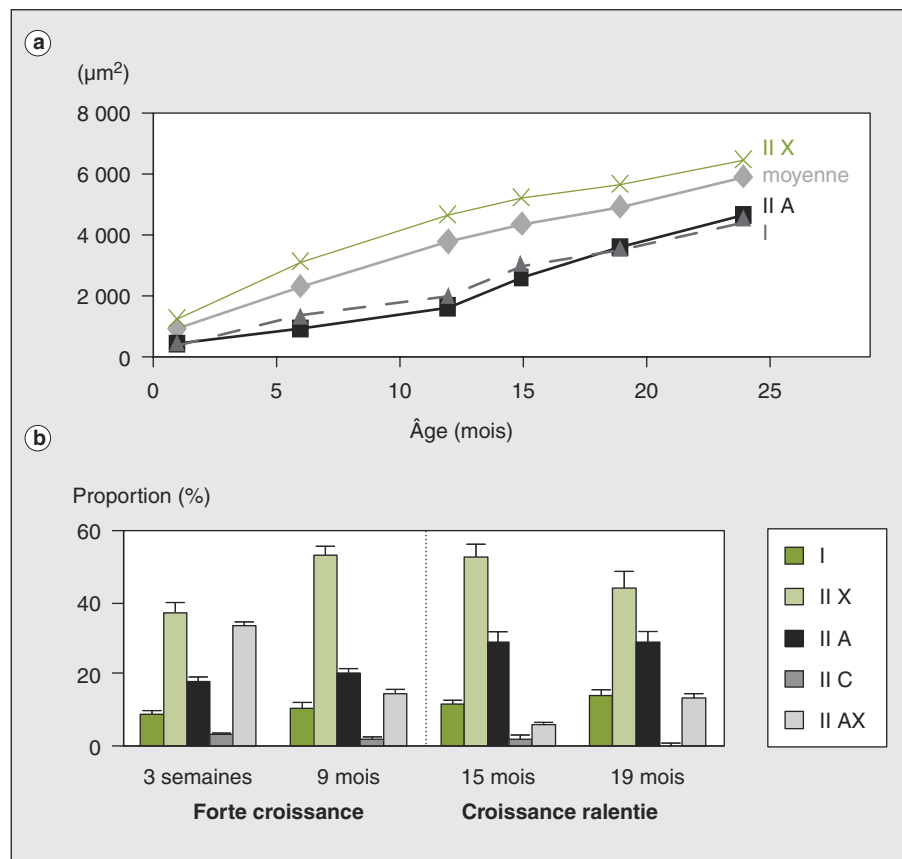


Figure 2. Évolution de la surface et des proportions des différents types de fibres musculaires au cours de la vie postnatale chez le taurillon Limousin. a) évolution en fonction de l'âge de la surface moyenne des fibres musculaires et de la surface de chaque type de fibres ; b) évolution des propriétés contractiles des fibres musculaires en fonction de l'âge (adapté de [18]).

Figure 2. Evolution of the area and proportions of different muscle fiber types during the postnatal growth in Limousin young bulls. a) Evolution with age of mean muscle fiber area and of area of each fiber type; b) Evolution with age of contractile characteristics of muscle fibres (adapted from [18]).

I : fibres lentes contenant l'isoforme I de chaîne lourde de myosine (MHC I).

IIA : fibres rapides contenant l'isoforme IIA de chaîne lourde de myosine (MHC IIA).

IIX : fibres rapides contenant l'isoforme IIX de chaîne lourde de myosine (MHC IIX).

IIC : fibres hybrides contenant à la fois les isoformes de chaîne lourde de myosine I et IIA.

IIAX : fibres hybrides contenant à la fois les isoformes de chaîne lourde de myosine IIA et IIX.

musculaires résultent à la fois du statut hormonal des mâles entiers, de la sélection génétique en faveur d'animaux produisant des carcasses maigres et du jeune âge auquel les animaux sont abattus (15-19 mois pour les taurillons comparativement à 30-36 mois pour les bœufs). Les producteurs français sont ainsi mal placés pour exporter leurs races bovines ou leurs viandes vers les marchés américains (États-Unis) et surtout asiatiques (Japon) qui recherchent une viande dite « persillée », c'est-à-dire comportant des faisceaux de lipides intramusculaires visibles au sein du muscle. C'est pourquoi, des recherches sont développées entre l'Inra et des instituts de recherche australiens et japonais pour comprendre les mécanis-

mes biologiques susceptibles d'accroître les teneurs en lipides intramusculaires sans augmentation de l'adiposité de la carcasse. L'hypothèse de travail est que le glucose serait le principal précurseur des lipides intramusculaires et l'acétate le principal précurseur des autres lipides de la carcasse. Une attention toute particulière est donc portée aux transporteurs du glucose GLUT4 qui contrôlent le captage du glucose par les cellules musculaires. Toutefois, il semblerait que le principal déterminant du taux de lipides intramusculaires soit le nombre d'adipocytes intramusculaires que l'on peut estimer à partir de protéines ou de gènes spécifiques des adipocytes, c'est-à-dire non exprimés dans les fibres musculaires [20].

Influence du niveau alimentaire

D'une façon générale, il est connu qu'une augmentation des apports énergétiques favorise l'accumulation de lipides intramusculaires et oriente le métabolisme musculaire vers le type glycolytique [4], facteurs favorables pour la tendreté et la flaveur de la viande (*tableau 1*). Ainsi, l'accroissement du niveau énergétique durant la phase de finition des ruminants est favorable à l'amélioration de la qualité sensorielle de la viande.

Cependant, en pratique, il est classique de restreindre les génisses et les bœufs durant les phases hivernales où l'alimentation à l'étable est onéreuse, et de leur faire bénéficier d'un niveau alimentaire plus élevé, mais peu coûteux, au pâturage durant les phases printanières. Les animaux qui ont eu une croissance limi-

tée pendant l'hiver présentent alors une vitesse de croissance supérieure à celle attendue, compte tenu du niveau alimentaire, d'où un phénomène de "croissance compensatrice". Ce phénomène est toutefois de faible amplitude comparative-ment à ce qui est observé dans certains pays en développement ou de l'hémisphère sud, où les contrastes entre saisons sont plus importants.

Les fibres musculaires adaptent leurs caractéristiques en fonction du niveau alimentaire (*tableau 1*). Toutefois, les modifications des caractéristiques musculaires sont variables selon le type d'animal ou de muscle. Ces adaptations résultent, au moins en partie, d'une diminution des taux circulants d'hormones thyroïdiennes observée lors de la restriction alimentaire (*figure 3*) [21, 22]. D'une manière générale, la taille des fibres musculaires est souvent plus faible

après une période de restriction. La restriction diminue la proportion de fibres rapides glycolytiques au profit des fibres oxydatives (rapides ou lentes). Cela s'accompagne d'un métabolisme musculaire plus oxydatif et moins glycolytique. Ces effets sont plus prononcés chez les taurillons que chez les bœufs [23].

Lors d'un premier essai sur taurillons et bouvillons, nous avons observé une diminution de l'activité de l'isocitrate déshydrogénase (caractéristique du métabolisme oxydatif) lors de la compensation, mais cet effet n'était significatif que chez les taurillons [23]. D'une façon générale, le métabolisme glycolytique est restauré au cours de la croissance compensatrice dans la plupart des muscles (*tableau 1*). Toutefois, lors d'un second essai sur bouvillons uniquement, nous avons observé pendant la croissance compensatrice une augmentation du métabolisme oxydatif

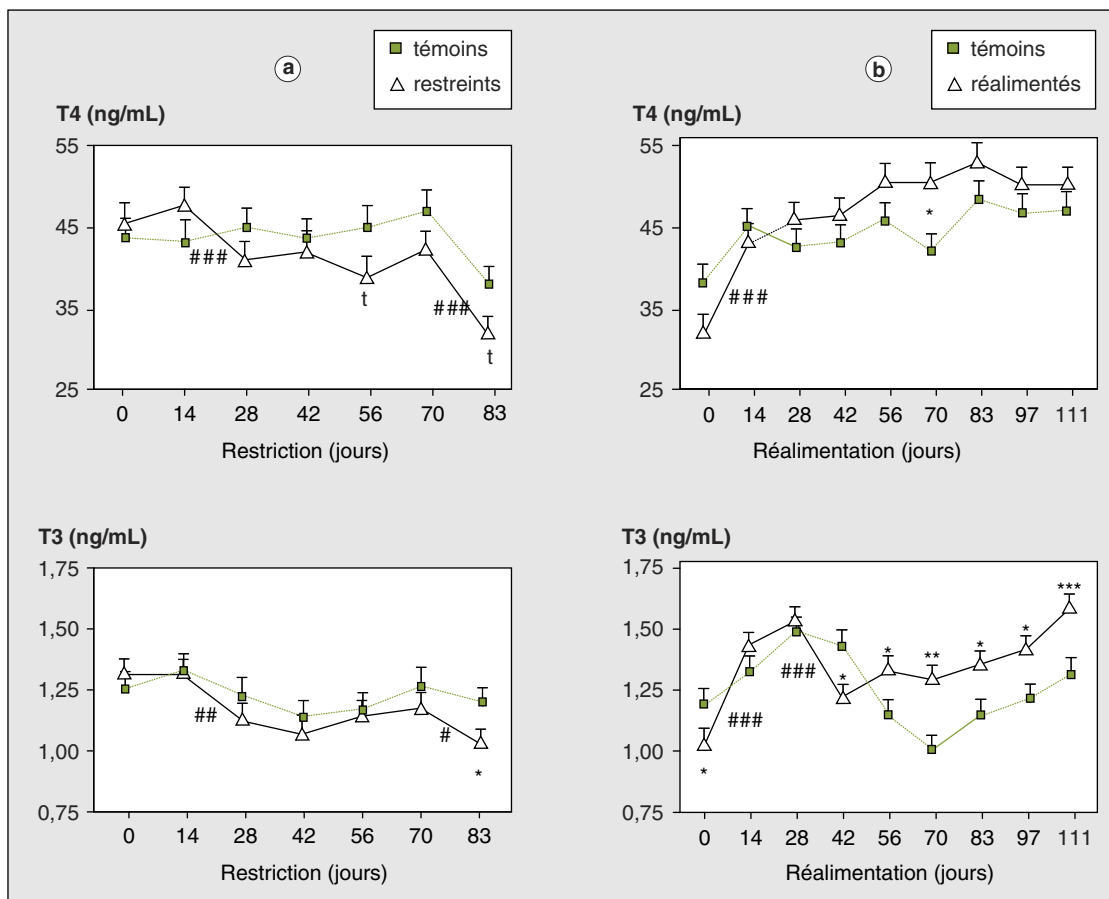


Figure 3. Influence de la croissance compensatrice sur les concentrations circulantes d'hormones thyroïdiennes (thyroxine [T4], tri-iodothyronine [T3]) de bouvillons Montbéliard. a) période de restriction ; b) période de réalimentation (adapté de [22]).

Figure 3. Influence of compensatory growth on circulating levels of thyroid hormones (thyroxine [T4], tri-iodothyronine [T3]) in Montbéliard young steers. a) Restriction period; b) Re-feeding period (adapted from [22]).

* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$ entre le groupe d'animaux témoins et le groupe d'animaux restreints/réalimentés ; # $P < 0,05$ entre deux prélèvements consécutifs du groupe d'animaux restreints ; ## $P < 0,01$ entre deux prélèvements consécutifs du groupe d'animaux restreints ; ### $P < 0,001$ entre deux prélèvements consécutifs du groupe d'animaux restreints.

dans un muscle déjà oxydatif, le *Triceps brachii* [24]. Ces résultats soulignent une fois de plus que les muscles réagissent de façon spécifique aux différents facteurs de régulation nutritionnels ou hormonaux et montrent donc la complexité des phénomènes sous-jacents. Cette plasticité des caractéristiques métaboliques du muscle peut être associée à une augmentation des taux circulants d'hormones thyroïdiennes et de l'activité 5'désiodase dans le foie, étape importante pour la production d'hormone thyroïdienne biologiquement active [22].

Pour mieux comprendre les mécanismes biologiques à l'origine de la croissance musculaire et de la modification des caractéristiques musculaires observée lors de la croissance compensatrice, différentes études analytiques sont en cours. Les premières études *in vitro* suggèrent que la restauration des taux circulants d'insuline et d'hormones thyroïdiennes favorise la fusion des cellules satellites avec les fibres musculaires [25], facteur favorable à l'augmentation de la taille des fibres. En revanche, les mécanismes biologiques modifiant les caractéristiques du collagène sont encore inconnus et pourraient impliquer une modification de l'expression des différentes isoformes du collagène ou des protéoglycanes ou encore une modification des liaisons entre molécules de collagènes comme évoqué précédemment [5].

Influence de la nature du régime

L'étude de la nature du régime alimentaire est difficile car souvent confondue avec une modification quantitative du niveau alimentaire ou du système de production associé [4] car la conduite au pâturage s'accompagne souvent d'apports énergétiques réduits comparativement à des animaux équivalents conduits à l'étable avec un régime à base de concentré. Quelques résultats originaux ont cependant été récemment obtenus.

Au cours d'un essai sur taurillons Salers, les animaux alimentés au foin ont présenté une vitesse de croissance plus faible (-11%), un poids de carcasse réduit (-7%) et étaient plus maigres (-17% de dépôts adipeux) que les animaux recevant de l'ensilage d'herbe à un même niveau d'énergie ingérée. Toutefois, la masse musculaire était similaire entre les deux groupes d'animaux. Les caractéristiques du muscle *Longissimus thoracis*

(entrecôte) n'étaient pas différentes, au contraire, de celles du muscle *Semitenidinosus* (rond de gîte) : le métabolisme de ce muscle était en effet moins oxydatif chez les animaux nourris au foin, et il contenait davantage de collagène soluble et de collagène de type III. L'ensemble de ces caractéristiques induites par un régime à base de foin s'est traduit par une amélioration de la tendreté de la viande produite à partir de ce muscle [26]. Les modifications de la trame conjonctive pourraient résulter d'apports alimentaires en vitamines et minéraux différents entre le foin et l'ensilage d'herbe, mais cela reste à étudier.

Au cours de plusieurs essais sur bœufs Charolais de 20 et de 30 mois [27], nous avons montré que les animaux au pâturage présentaient des caractéristiques métaboliques et musculaires différentes de celles d'animaux alimentés à l'auge avec de l'ensilage de maïs apportant des niveaux d'énergie ingérée comparables. D'une façon générale, les bœufs alimentés à l'ensilage de maïs ont clairement un métabolisme sanguin et musculaire plus glycolytique, alors que les bœufs alimentés au pâturage ont un métabolisme plus oxydatif. Au pâturage, le métabolisme musculaire est plus oxydatif surtout dans le *Rectus abdominis* (bavette de flanchet) qui est un muscle rouge. Ces différences sont probablement à relier, au moins en partie, à la nature des produits terminaux de la digestion très différente entre les deux types de régime. Dans nos essais, les teneurs en triglycérides intramusculaires étaient positivement associées aux paramètres sanguins du métabolisme du glucose, ce qui pourrait expliquer, au moins en partie, l'accumulation plus faible de lipides intramusculaires chez les bœufs au pâturage à l'âge de 20 mois. De plus, les teneurs en collagène soluble étaient plus élevées dans le muscle *Semitenidinosus* chez les bœufs au pâturage, facteur favorable à l'amélioration de la tendreté de la viande [3]. Il est toutefois important de préciser que les contributions respectives de la nature du régime (herbe *vs* ensilage de maïs), de l'activité physique due aux déplacements dans les prés, et d'autres facteurs de régulation des caractéristiques musculaires notamment métaboliques (variations de la température ambiante par exemple) [13] restent à préciser. Enfin, des approches de génomique fonctionnelle sont également en cours pour rechercher des marqueurs du type d'alimentation ou du mode de

conduite et compléter ainsi les analyses biochimiques [28].

En conclusion, les recherches développées récemment ont clairement montré que le type génétique, l'âge, le sexe des animaux de même que le niveau et la nature de leurs régimes alimentaires peuvent modifier les caractéristiques musculaires qui déterminent la qualité sensorielle de la viande bovine. Toutefois, ces facteurs agissent tous en interaction et il est maintenant nécessaire de développer des approches globales de modélisation pour mieux prédire les caractéristiques musculaires et la qualité de la viande bovine en combinant les effets de l'ensemble de ces facteurs.

Conclusion

La France est le premier pays producteur et le premier consommateur de viande bovine de la communauté européenne par habitant malgré une baisse régulière de la consommation de 1,5-2% par an depuis le début des années 1980. Cette diminution s'explique par plusieurs facteurs, parmi lesquels le prix plus attractif des viandes de monogastriques, la variabilité non maîtrisée de la qualité sensorielle de la viande bovine et la diminution de la confiance des consommateurs liée aux crises récentes (traitements hormonaux illégaux, encéphalopathie spongiforme bovine, fièvre aphteuse) [3].

Le défi actuel auquel doit répondre la filière bovine est donc la production d'une viande de bonne qualité et sans risque pour la santé humaine. Alors que les pays d'Amérique du Nord sont favorables aux biotechnologies [29] et aux traitements hormonaux des animaux [30, 31], ces pratiques sont interdites en Europe, notamment en raison d'une réticence de l'opinion publique. En effet, les consommateurs européens accordent davantage d'importance à une alimentation naturelle des animaux, au bien-être animal, à la réduction de la pollution de l'environnement et à la santé humaine [3].

Comme décrit dans le premier article [3] et dans la présente étude, les progrès acquis au cours des dernières décennies offrent aux chercheurs et à la profession de nouvelles pistes d'amélioration de la tendreté et de la flaveur de la viande bovine. À partir de cette revue de synthèse, il apparaît en effet possible de modifier les caractéristiques musculaires

des bovins dans un sens favorable à la qualité sensorielle tout en respectant les souhaits des consommateurs européens. En effet, il existe de nombreux leviers d'action « naturels » pour maîtriser, par le biais des systèmes d'élevage (choix de la race ou du type génétique, alimentation à base d'herbe [19]) les caractéristiques musculaires importantes pour la qualité de la viande.

De plus, les nouvelles approches scientifiques de génomique permettront très probablement dans un futur proche de mieux préciser l'influence des facteurs génétiques et des facteurs d'élevage sur la qualité sensorielle de la viande bovine, ce qui permettra d'enrichir les leviers d'action à la disposition des producteurs de viande [17]. Néanmoins, le défi actuel auquel doit répondre la recherche est de mieux prédire la qualité de la viande en intégrant dans une approche plus globale de modélisation les progrès récents concernant la régulation de la biologie du muscle par la génétique et les facteurs d'élevage. ■

Références

- Jarrige R, ed. *Alimentation des ruminants*. Paris : Inra éditions, 1978 ; 597 p.
- Jarrige R, ed. *Alimentation des bovins, ovins et caprin*. Paris : Inra éditions, 1988 ; 471 p.
- Hocquette JF, Gigli S. The challenge of quality. In : Hocquette JF, Gigli S, eds. *Indicators of milk and beef quality*. EAAP Publication, n° 112. Wageningen (Pays-Bas) : Academic Publishers, 2005 : 13-22.
- Geay Y, Bauchart D, Hocquette JF, Culioli J. Valeur diététique et qualités sensorielles des viandes de ruminants. Incidence de l'alimentation des animaux. *INRA Prod Anim* 2002 ; 15 : 37-52.
- Hocquette JF, Cassar-Malek I, Listrat A, Jurie C, Jailler R, Picard B. Évolution des recherches sur le muscle des bovins et la qualité sensorielle de leur viande. I. Vers une meilleure connaissance de la biologie musculaire. *Cah Agric* 2005 ; 14 : 283-9.
- Toullec R, Bauchart D, Bertrand G, Hocquette JF, Meschy F. Les aliments d'allaitement. In : Veissier I, Bertrand G, Toullec R, eds. *Le veau de boucherie : concilier bien-être animal et production*. Collection *Du labo au terrain*. Paris : Inra Editions, 2003 : 55-92.
- Ortigue-Marty I, Hocquette JF, Bertrand G, Martineau C, Vermorel M, Toullec R. Influence on the incorporation of solubilized wheat proteins in milk replacers on growth performance and muscle energy metabolism in veal calves. *Reprod Nutr Dev* 2003 ; 43 : 57-76.
- Blum JW, Hammon H. Endocrine and metabolic aspects in milk-fed calves. *Domest Anim Endocrin* 1999 ; 17 : 219-30.
- Hocquette JF, Graulet B, Vermorel M, Bauchart D. Weaning affects lipoprotein lipase activity and gene expression only in adipose tissues and in masseter but not in other muscles of the calf. *Br J Nutr* 2001 ; 86 : 433-41.
- Picard B, Gagnière H, Geay Y. Contractile differentiation of bovine masseter muscle. *Basic Appl Myol* 1996 ; 6 : 361-72.
- Grobet L, Poncet D, Royo LJ, et al. Molecular definition of an allelic series of mutations disrupting the myostatin function and causing double-muscling in cattle. *Mamm Genome* 1998 ; 9 : 210-3.
- Wegner J, Albrecht E, Fiedler I, Teuscher F, Papstein HJ, Ender K. Growth- and breed-related changes of muscle fiber characteristics in cattle. *J Anim Sci* 2000 ; 78 : 1485-96.
- Hocquette JF, Ortigue-Marty I, Damon M, Herpin P, Geay Y. Régulation nutritionnelle et hormonale du métabolisme énergétique des muscles squelettiques des animaux producteurs de viande. *INRA Prod Anim* 2000 ; 13 : 185-200.
- Duris MP, Renand G, Picard B. Genetic variability of fetal bovine myoblasts in primary culture. *Histochem J* 1999 ; 31 : 753-60.
- Listrat A, Picard B, Jailler R, et al. Grass valorisation and muscular characteristics of Blond d'Aquitaine steers. *Anim Res* 2001 ; 50 : 1-14.
- Listrat A, Lethias C, Hocquette JF, et al. Age-related changes and location of type I, III, XII and XIV collagen during development of four skeletal bovine muscles from genetically different animals. *Histochem J* 2000 ; 32 : 349-56.
- Hocquette JF, Cassar-Malek I, Listrat A, Picard B. Current genomics in cattle and application to beef quality. In : Hocquette JF, Gigli S, eds. *Indicators of milk and beef quality*. EAAP Publication, n° 112. Wageningen (Pays-Bas) : Academic Publishers, 2005 : 65-79.
- Jurie C, Picard B, Geay Y. Changes in the metabolic and contractile characteristics of muscle in male cattle between 10 and 16 months of age. *Histochem J* 1999 ; 31 : 117-22.
- Micol D, Picard B. Production de viande bovine à l'herbe et qualité. *Fourrages* 1997 ; 152 : 417-28.
- Hocquette JF, Jurie C, Ueda Y, Boulesteix P, Bauchart D, Pethick DW. The relationship between muscle metabolic pathways and marbling of beef. In : Souffrant WB, Metges CC, eds. *Progress in research on energy and protein metabolism*. EAAP Publication, n° 109. Wageningen (Pays-Bas) : Academic Publishers, 2003 : 513-6.
- Cassar-Malek I, Listrat A, Picard B. Contrôle hormonal des caractéristiques des fibres musculaires après la naissance. *INRA Prod Anim* 1998 ; 11 : 365-77.
- Cassar-Malek I, Kahl S, Jurie C, Picard B. Influence of feeding level during postweaning growth on circulating concentrations of thyroid hormones and extrathyroidal 5'-deiodination in steers. *J Anim Sci* 2001 ; 79 : 2679-87.
- Brandstetter AM, Picard B, Geay Y. Muscle fibre characteristics in four muscles of growing bulls. II. Effect of castration and feeding level. *Livest Prod Sci* 1998 ; 53 : 25-6.
- Cassar-Malek I, Hocquette JF, Jurie C, et al. Muscle-specific metabolic, histochemical and biochemical responses to a nutritionally induced discontinuous growth path. *Anim Sci* 2004 ; 79 : 49-59.
- Cassar-Malek I, Langlois N, Picard B, Geay Y. Regulation of bovine satellite cell proliferation and differentiation by insulin and triiodothyronine. *Domest Anim Endocrin* 1999 ; 17 : 373-88.
- Listrat A, Rakadjijiski N, Jurie C, Picard B, Touraille C, Geay Y. Effect of the type of diet on muscle characteristics and meat palatability of growing Salers bulls. *Meat Sci* 1999 ; 53 : 115-24.
- Hocquette JF, Ortigue-Marty I, Picard B, Doreau M, Bauchart D, Micol D. La viande des ruminants. De nouvelles approches pour maîtriser et améliorer la qualité. *Viande Prod Carnés* 2005 ; 24 : 7-18.
- Cassar-Malek I, Bernard C, Jurie C, et al. Pasture-based beef production systems may influence muscle characteristics and gene expression. In : Hocquette JF, Gigli S, eds. *Indicators of milk and beef quality*. EAAP Publication, n° 112. Wageningen (Pays-Bas) : Academic Publishers, 2005 : 385-90.
- Wells KD. Genome modification for meat science : techniques and application. In : *Proceedings of Meat Science in the New Millennium*. Savoy (Illinois, États-Unis) : The American Meat Science Association, 2000 : 87-93.
- Dikeman ME. Effects of metabolic modifiers used in animal production on meat quality. In : *Proceedings of Meat Science in the New Millennium*. Savoy (Illinois, États-Unis) : The American Meat Science Association, 2000 : 39-56.
- Galbraith H. Hormones in international meat production : biological, sociological and consumer issues. *Nutr Res Rev* 2002 ; 15 : 293-314.